

**Doktori értekezés tézisei**

**EGYEDI MINŐSÉG ÉS TÖBBSZÖRÖS JELZÉSRENDSZER A  
ZÖLD GYÍKNÁL (*LACERTA VIRIDIS*)**

**Molnár Orsolya Rita**

Állatrendszertani és Ökológiai Tanszék  
Eötvös Loránd Tudományegyetem

Témavezető:

**Prof. Dr. Török János**

**Dr. Herczeg Gábor**

ELTE Biológia Doktori Iskola

Iskolavezető: Prof. Erdei Anna

Zootaxonómia-Állatökológia-Hidrobiológia Program

Programvezető: Dr. Dózsa-Farkas Klára



BUDAPEST, 2013

## Elméleti háttér

### Szexuális szelekció

Az evolúciós folyamatok során olyan tulajdonságok rögzülnek, melyek különböző kényszereknek (pl. genetikai korrelációk) megfelelően a lehető legnagyobb rátermettséget eredményezik. Minél nagyobb egy egyed rátermettsége, álléljait annál nagyobb százalékban hordozzák a későbbi generációk. A rátermettség két fő komponense: (i) a jelenlegi szaporodás és (ii) a túlélés, melyek energiaallokáció szempontjából negatív kapcsolatban állnak, mivel a természetes populációkban limitált mennyiségű forrás áll az egyedek rendelkezésére, és a reprodukció terén megnövelt energia-befektetés csökkenti a vegetatív tulajdonságokba fektethető energia mennyiségét, és ezáltal a túlélést.

Az állatvilágban ismertek olyan fajok, amelyek feltűnő bélyegeket hordoznak, vagy olyan viselkedést mutatnak, mely túlélésüket jelentősen csökkentheti (Grafen 1990, Guilford 1995). Ezen látványos egyedi jellegek előállítása és viselése is jelentős költségekkel járhat, mely költségek hátrányosan befolyásolják az egyed túlélését. A szexuális szelekció magyarázattal szolgál a túlélésre hátrányos egyedi bélyegek és viselkedésminták kialakulására és fennmaradására (Darwin 1871). Klasszikus megközelítésében a szexuális szelekció, a természetes szelekcióhoz hasonlóan, egy közös forrásért folyó verseny, ám ebben az esetben a versengés itt nem egy környezeti erőforrásért, hanem a fajtársakért folyik. Ez a versengés vezet olyan fenotípusos jellegek, ún. szexuális jelzések kialakulásához, melyek pozitívan befolyásolják a viselő szaporodási sikerét, de csökkentik annak túlélését. A szexuális szignálok lehetnek olfaktorikus, akusztikus, vagy vizuális bélyegek, illetve különböző viselkedési elemek, de valamennyire igaz, hogy (i) az ellenkező nemű fajtársak preferenciát mutatnak feléjük, és (ii) a viselők ezen tulajdonságaikat továbbörökítik utódaiknak. Az intenzívebb jelzéseket kialakító egyedek előnyt élveznek, mivel azonban ezek rontják az egyed túlélését, a szaporodás és a túlélés között negatív kapcsolat, vagyis trade-off áll fenn (Schluter & Price 1993). A klasszikus megközelítések később továbbgondolásra és finomításra kerültek, illetve számos új elmélettel egészültek ki. Andersson (1994) a szexuális szelekciót a természetes szelekció folyamatai közé, és az egyedi bélyegeket ennek megfelelően három csoportba sorolja: amelyeknek csak a természetes szelekció folyamatai kedveznek, amelyeknek csak a szexuális szelekció folyamatai kedveznek, illetve amelyeknek mindkét folyamat kedvezhet. Carranza (2009) szerint a szexuális

szelekció nemek szerint elkülönülő adaptációk kialakulásához vezet, és bizonyos körülmények között ugyanaz a gén másként is hathat a rátermettségre hímek és nőstények esetében.

A szelekció hatóerejét számos tényező befolyásolja, melyek együttesen határozzák meg a szexuális szignál kialakulásának sebességét és mértékét. Az egyik fontos tényező az effektív ivarárány (*operational sex ratio*) (Emlen & Oring 1977), mivel minden esetben annál az ivarnál fokozódik a szexuális szelekció nyomása, melynek képviselői a limitált elérhetőségű másik nemért versengenek. Az effektív ivarárány szelekciós hatóereje nem állandó és kizárólagos, komoly befolyása van a potenciális reprodukciós rátának (*potential reproductive rate*) is (Cluttonbrock & Vincent 1991), amely „a szülők által egységnyi idő alatt létrehozható maximális utódszám”.

A szexuális szelekció két klasszikus mechanizmusa a nemen belüli (intraszexuális) és a nemek közötti (interszexuális) szelekció. A hímek párzás előtt igyekeznek fajtársaikat a szaporodásból kizárni (Clutton-Brock *et al.* 1979, Ligon *et al.* 1990, Qvarnström 1997, Candolin 2005), párzás után pedig az idegen hímek spermiumainak (Birkhead & Moller 1998) vagy utódainak elpusztításával (Hrdy 1979), illetve párjuk őrzésével növelhetik saját szaporodási sikerüket (Birkhead 1979). A nemek közötti versengés a szaporodás előtti hím- (Hill 1993) vagy nőstényválaszban nyilvánulhat meg (Censky 1997, Candolin 2003), párzás után pedig a rejtett hölgyválaszban (Kokko *et al.* 2003).

Az egyes ivarok saját szaporodási sikerüket és ezen keresztül rátermettségüket azáltal növelhetik a legeredményesebben, ha az ellenkező nem által nyújtott hasznot maximalizálják (Emlen & Oring 1977, Andersson 1982). Ennek érdekében érdemes információt közölni az előnyös tulajdonságokról, mellyel megkönnyíthető a választó nem számára a minőségbecslés. A minőségjelzés egyik lehetséges módja a feltűnő díszek viselése, melyek kifejezettségével együtt nő az ellenkező nem preferenciája is. Ezen feltűnő bélyegek kialakulására több elmélet is létezik, melyek közül Fisher (1930) „*sexy son*” hipotézise szerint egy random mutáció miatt a nőstények nagyobb százaléka kezdi az intenzívebb hím bélyegeket preferálni. A folyamat következtében egyre feltűnőbb hím jelzések és az ezeket preferáló nőstények jönnek létre, ezért is nevezik elszaladó szelekciónak (*runaway selection*). Ezt követte Tivers (1972) „*jó gén*” hipotézise, mely az ivari jelzések intenzitása és a viselő egyed genetikai minősége közötti összefüggést írja le, mely által a szignál kifejezettségéből megbecsülhető a hím egyedi minősége. A Zahavi

(1975) által kidolgozott „hátrányelv” elmélete szerint a jelzés őszinteségét az előállításának és fenntartásának költségei biztosítják, így csak a jobb minőségű egyedek engedhetik meg maguknak az intenzív szignál viselését. Végül Hamilton és Zuk (1982) hipotézisükben a parazita fertőzés által kifejtett szelekciós hatóerővel magyarázzák az intenzív ivari jelzések kialakulását, és feltételezik, hogy a magas parazita prevalenciát mutató fajok egyedei közül a jobb minőségűek egyben rezisztensebbek is, így több energiát képesek a színezetbeallokálni, és ezáltal intenzívebb jelzéseket hordoznak. Utóbbi elképzelés igazolására tett kísérletek mindeddig ellentmondó eredményeket hoztak és hüllőkön még nem sikerült támogatni a predikciókat.

#### A vizsgált faj, a zöld gyík (*Lacerta viridis* Laurenti, 1768)

A zöld gyík hazánk egyik legnagyobb testű gyíkfaja, a zavarást jól tűri, így előfordul síkságokon, domb- és hegyoldalakon, erdőszéleken, sziklagyepeken, továbbá városi parkokban és kertekben is. Vizsgálati populációm Tápiómente térségben, a Tápiószentmárton és Tápiószőlős közötti Söreg nevű erdőszéleken található (47°20'25" É, 19°47'11" K). Megjelenését tekintve erős ivari dimorfizmust és dikromatizmust mutat, a hímek nagyobbak, erőteljesebbek, színezete rendkívül változatos és sokféle. Általánosságban a hátoldal és a fejtető zöld vagy barnás-zöld, a hasoldal színe a piszkosfehértől az élénk citromsárgáig terjed. A hímek torkán a szaporodási időszak elején feltűnő, élénk kék színű torokfolt jelenik meg. A szaporodási időszak április végétől május közepéig tart, ezt követően a nőstények körülbelül 1-1,5 hónapig gravidak, majd a nedves talajba ásott, körülbelül 20-30 cm mély gödörbe rakják átlagosan 3-6 lágyhéjú tojásukat. A tojások kb. 60 nap múltán kelnek ki, a fiatal egyedek ezt követően önállóak.

### **Célkitűzések**

Mivel előzetes vizsgálataink alapján egyértelműen bebizonyosodott, hogy a torokfolt színezet szexuálisan szelektált másodlagos nemi jelleg, jelen kutatásom célja a torokfolt egyes komponensei által közvetített információ felderítése, illetve annak a lehetőségnek vizsgálata, hogy működhet-e a torokfolt többszörösen összetett ivari jelzésként. Ehhez vizsgáltam

- az ivari színezetnek a morfológiai és egyéb egyedi változókkal mutatott kapcsolatát
- az ivari színezet és a térhasználat, illetve a territorialitás összefüggéseit
- az ivari színezet és a vérparazita-fertőzés intenzitásával karakterizált egészségi állapot kapcsolatát

## **I. A nászszínezet morfológiai változókkal mutatott kapcsolata**

### Módszerek

A vizsgálathoz összesen 66 hím egyed színezeti és morfológiai adatait gyűjtöttem össze három egymást követő évből. Mértem az állatok testhosszát, testtömegét, fejméretét, direkcionális aszimmetriájának mértékét és az ektoparazita (*Ixodes* sp., Ixodidae) telítettséget, a torokfolt színezeti változóit pedig spektrofotométer segítségével rögzítettem. A torokfolt színezetét teljes intenzitás, relatív ultraibolya (UV) intenzitás és relatív kék intenzitás segítségével jellemeztem. A számolt színezeti változók és a többi egyedi jellemző közötti kapcsolatot Általános Lineáris Modellek (GLM) segítségével vizsgáltam, a színezeti változókat függő változóként, a többi egyedi változót függetlenként, míg a befogás évét kategóriaváltozóként vittem be a modellekbe. Az analízisek során modellegyszerűsítést alkalmaztam.

### Eredmények és értékelésük

A torok UV színezete negatív összefüggés mutatott a viselő kondíciójával, mely jelezheti az intenzív jelzés kondíciócsökkenésben megnyilvánuló költségeit. Szintén negatív összefüggést találtam a direkcionális aszimmetria mértéke és az UV színezet között, mely szintén az intenzív jelzés költséges mivoltára vezethető vissza, mivel az egyébként előnyös direkcionális nagyfokú aszimmetria csökkenhet egy intenzív jelzés kialakításának energiaigényes folyamatai miatt.

A teljes intenzitás pozitív összefüggést mutatott a testmérettel és a fejmérettel, melynek egyik magyarázata lehet a nagy méret intenzívebb jelzése. Mivel hiüllők esetén a nagy testméret általában jobb túlélést is jelez, így a viselő jelentős előnyre tehet szert ezen tulajdonságának minél feltűnőbb jelzésével. Emellett a fejméret és a harapási erő szoros összefüggésben állnak, mely utóbbi pozitívan befolyásolja az intraspecifikus

kompetíció kimenetelét. Alternatív magyarázat lehet a színezet erősítő szerepe, mely hangsúlyosabbá, és ezáltal könnyebben megbecsülhetővé teszi a méretet.

Mindhárom színezeti változó összefüggést mutatott a befogás évével, mely következhet a színezet szoros környezetfüggéséből, mivel a átlagos hőmérséklet jelentős hatással van a fejlesztett torokszínezet intenzitására.

## **II. A nászszínezet térhasználati stratégiákkal mutatott kapcsolatának vizsgálata**

### **Módszerek**

A vizsgálat két éve alatt összesen 40 hím adatait és mozgáskörzetét rögzítettem, illetve minden egyed esetén az azon észlelt nőstények számát. A morfológiai és színezeti változók rögzítése az előző részben leírtakkal megegyezően történt. A térhasználatot az összes észlelések számával és az észlelések közötti átlagos távolsággal jellemeztem, majd ezen két változót Főkomponens Analízissel (PCA) elemezve határoztam meg az egyes állatok által mutatott térhasználati stratégiát vagy, random mozgás esetén, annak hiányát. Ezt követően a térhasználati stratégiák és egyedi jellemzők közötti összefüggést Általánosított Lineáris Modellek (GLZ) illetve random mozgás esetén GLM segítségével kerestem. Territoriális állatok esetén további számításokat végeztem GLM segítségével a területméret és az egyedi változók kapcsolatának feltárására.

### **Eredmények és értékelésük**

A két évben két eltérő térhasználati rendszert mutattam ki, melyek közül az egyik esetén a hímek fele territoriális, a másik fele surranó stratégiát követett, a másik esetben pedig mindegyik vizsgált hím random mintázat szerint mozgott. Ennek egyik magyarázata lehet a két évben vizsgált populációk jelentősen különböző denzitása, illetve az élőhelyek vegetációjának eltérése.

Az első rendszerben a surranó egyedek torka intenzívebb színezetet mutatott, mely következhet többek között a területvédelem költségeinek hiányából.

Territoriális állatok esetén a nagyobb területet védők kevésbé intenzív és kevésbé kék színezetet viseltek, fejméretük azonban nagyobb volt kisebb territóriumot birtokló társaikénál. Mivel egy nagyobb területet védeni jelentősebb terhet ró a gazdára, így vélhetően jelentős színezetbeli csökkenéssel is jár, és csak az intraspecifikus

kompetícióban sikeresebb, vagyis nagyobb harapási erővel rendelkező, nagyobb fejű hímek képesek rá.

### **III. A nászszínezet parazita fertőzöttséggel és egészségi állapottal mutatott kapcsolatának vizsgálata**

#### Módszerek

Összesen 24 hím morfológiai- és színezeti változóit, valamint szövetmintáit rögzítettem és gyűjtöttem be egy szaporodási szezon alatt. A morfológiai és színezeti változók az előző fejezetekben leírtak szerint kerültek lemérésre. A szövetmintákhoz vérkeneteket készítettem, melyek segítségével meghatároztam a populáció egészére vonatkozó parazita prevalenciát és az egyedenkénti endoparazita számot, vagyis a fertőzési intenzitást. A fertőzöttség és az egyedi változók közötti kapcsolatot GLM segítségével vizsgáltam, modellegyszerűsítést alkalmazva.

#### Eredmények és értékelésük

Eredményeim szerint a populáció parazita prevalenciája kiemelkedően magasnak bizonyult. A torok és hasoldal színezete negatív összefüggést mutatott a fertőzöttségi intenzitással, mely eredmény támogatja a Hamilton-Zuk magas prevalenciájú fajokra tett predikcióit, továbbá magyarázható azzal, hogy a kevésbé rezisztens egyedek nem képesek annyi energiátallokálni a színezet kifejelesztésébe, mint egészségesebb társaik. Emellett a fertőzöttség pozitívan korrelált a testmérettel és a kondícióval, melyek következhetnek az idősebb, vagyis nagyobb hímek öregedésének folyamataiból, illetve a jobb kondíció elérésének költségeiből. A direkcionális aszimmetria szintén pozitívan korrelált a fertőzöttségi intenzitással, mely lehet ezen előnyös bélyeg viselésének költsége, végül pedig a kullancsok száma negatív kapcsolatban állt az endoparaziták számával. Utóbbi összefüggés magyarázata lehet a kullancscsípések indukálta immunválasz vérparazitákra kifejtett hatása.

#### *Az értekezés új tudományos eredményei*

- (I.) Először mutattam ki egy bizonyítottan szexuális szelekció alatt álló bélyegről, hogy többszörösen összetett jelzésként működhet hullóknél.
- (II.) Kimutattam egy preferenciát és kompetíciót egyaránt befolyásoló színezeti jelzés kondíciófüggését és ezen keresztül őszinte minőségjelző szerepét.

- (III.) Egy mindezidáig territoriális fajként kezelt hullófajnál több eltérő térhasználati stratégiát írtam le.
- (IV.)
- (V.) Kimutattam, hogy a térhasználati stratégia a szexuálisan szelektált színezeti jelzésben reprezentált.
- (VI.) Kimutattam a többszörösen összetett színezeti jelzés és egyéb színezeti változók összefüggését az endoparazita fertőzés mértékével.
- (VII.) Elsőként sikerült a Hamilton-Zuk hipotézist támogató eredményeket leírni egy hullófaj esetén.

## Irodalomjegyzék

- ANDERSSON, M.** 1982. Sexual Selection, Natural-Selection and Quality Advertisement. *Biological Journal of the Linnean Society*, 17: 375-393.
- ANDERSSON, M.** 1994. *Sexual Selection*. Princeton: Princeton University Press.
- BIRKHEAD, T. R.** 1979. Mate guarding in the magpie *Pica pica*. *Animal Behaviour*, 27: 866-874.
- BIRKHEAD, T. R., A. P. MOLLER.** 1998. *Sperm Competition and Sexual Selection*. San Diego: Academic Press.
- CANDOLIN, U.** 2003. The use of multiple cues in mate choice. *Biological Reviews*, 78: 575-595.
- CANDOLIN, U.** 2005. Why do multiple traits determine mating success? Differential use in female choice and male competition in a water boatman. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 272: 47-52.
- CARRANZA, J.** 2009. Defining sexual selection as sex-dependent selection. *Animal Behaviour*, 77: 749-751.
- CENSKY, E. J.** 1997. Female mate choice in the non-territorial lizard *Ameiva plei* (Teiidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 40: 221-225.
- CLUTTON-BROCK, T. H., S. D. ALBON, R. M. GIBSON, F. E. GUINNESS.** 1979. The logical stag: Adaptive aspects of fighting in red deer (*Cervus elaphus* L.). *Animal Behaviour*, 27: 211-225.
- CLUTTONBROCK, T. H., A. C. J. VINCENT.** 1991. Sexual Selection and the Potential Reproductive Rates of Males and Females. *Nature*, 351: 58-60.
- DARWIN, C.** 1871. *The descent of man and selection in relation to sex*. London: Murray.



- EMLEN, S. T., L. W. ORING.** 1977. Ecology, Sexual Selection and the Evolution of Mating Systems. *Science*, 197: 215-223.
- FISHER, R. A.** 1930. *The Genetical Theory of Natural Selection*. Oxford: Clarendon Press.
- GRAFEN, A.** 1990. Biological Signals as Handicaps. *Journal of Theoretical Biology*, 144: 517-546.
- GUILFORD, T.** 1995. Animal Signals - All Honesty and Light. *Trends in Ecology & Evolution*, 10: 100-101.
- HAMILTON, W. D., M. ZUK.** 1982. Heritable True Fitness and Bright Birds - a Role for Parasites. *Science*, 218: 384-387.
- HILL, G. E.** 1993. Male mate choice and the evolution of female plumage coloration in the house finch. *Evolution*, 1515-1525.
- HRDY, S. B.** 1979. Infanticide among animals: A review, classification, and examination of the implications for the reproductive strategies of females. *Ethology and Sociobiology*, 1: 13-40.
- KOKKO, H., R. BROOKS, M. D. JENNIONS, J. MORLEY.** 2003. The evolution of mate choice and mating biases. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 270: 653-664.
- LIGON, J. D., R. THORNHILL, M. ZUK, K. JOHNSON.** 1990. Male-male competition, ornamentation and the role of testosterone in sexual selection in red jungle fowl. *Animal Behaviour*, 40: 367-373.
- QVARNSTRÖM, A.** 1997. Experimentally increased badge size increases male competition and reduces male parental care in the collared flycatcher. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 264: 1225-1231.
- SCHLUTER, D., T. PRICE.** 1993. Honesty, Perception and Population Divergence in Sexually Selected Traits. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 253: 117-122.
- TRIVERS, R. L.** 1972. *Parental investment and sexual selection*. Chicago: Aldine.
- ZAHAVI, A.** 1975. Mate Selection - Selection for a Handicap. *Journal of Theoretical Biology*, 53: 205-214.

## Publikációk és kéziratok

A doktori értekezésbe foglalt közlemények

- MOLNÁR, O., K. BAJER, B. MÉSZÁROS, J. TÖRÖK, G. HERCZEG. 2013 **Negative correlation between nuptial throat colour and blood parasite load in male European green lizards supports the Hamilton-Zuk hypothesis** *Naturwissenschaften*  
DOI: 10.1007/s00114-013-1051-4
- MOLNÁR, O., K. BAJER, J. TÖRÖK, G. HERCZEG. 2012. **Individual quality and nuptial throat colour in male European green lizards** *Journal of Zoology* 287:233-239
- MOLNÁR, O., K. BAJER, J. TÖRÖK, G. HERCZEG. 2013. **Space use strategies and nuptial colour in the European green lizard (*Lacerta viridis*)** *Herpetologica* (elbírálás alatt)

Egyéb publikációk

- BAJER, K., O. MOLNÁR, J. TÖRÖK, G. HERCZEG. 2012. **Temperature but not available energy effects the expression of a sexually selected ultraviolet (UV) colour trait in male European green lizards** *PLoS ONE* 7:e34359
- BAJER, K., O. MOLNÁR, J. TÖRÖK, G. HERCZEG. 2011. **Ultraviolet nuptial colour determines fight success in male European green lizards (*Lacerta viridis*)** *Biology Letters* 7:866-868
- BAJER, K., O. MOLNÁR, J. TÖRÖK, G. HERCZEG. 2010. **Female European green lizards (*Lacerta viridis*) prefer males with high ultraviolet throat reflectance** *Behavioral Ecology and Sociobiology* 64:2007-2014